



丛枝菌根真菌数个种的基因组和转录组研究概况

熊天^{1#}, 梁洁良^{1#}, 李金天¹, 束文圣¹, 王宇涛^{1,2*}

¹ 华南师范大学生命科学学院, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 广东 广州 510631

² 广东省连州市东篱种养实业有限公司, 广东 连州 513400

摘要: 丛枝菌根真菌(AMF)在自然界分布广泛, 能与大部分维管植物的根系形成菌根共生体。它们在调节植物群落结构和全球的碳、氮、磷循环等方面发挥着重要的生态功能, 也是农林、环境领域最具应用前景的微生物类群。受限于培养方法、研究手段等, 长期以来对 AMF 基因组、转录组特征的认识非常有限。最近 10 年, AMF 基因组和转录组的相关研究在高通量测序技术的推动下取得了较快发展; 研究结果也显著提高了对 AMF 遗传发育、代谢生理、共生机制等的认识。本文综述了目前已完成测序的 AMF 种类的基因组、转录组信息。结果发现, 已测序的 AMF 种类普遍具有基因组大、转座子丰富、AT 碱基含量高、含大量未知功能基因与特异性基因、缺少部分共生相关基因等特点。在转录层面, 总结了不同 AMF 种类、AMF 不同共生结构、共生阶段以及与不同寄主植物共生时的转录本特征。结果发现, 不同种类 AMF 的转录本大小差异明显。不同共生阶段或不同共生结构中的 AMF 转录本也具有较大的差异, 且差异表达的基因大部分与养分交易、信号转导等密切相关。相比之下, 同种 AMF 与不同寄主植物共生时的转录本表现出较高的保守性。最后, 本文提出了本领域需要重点关注的研究方向, 包括 AMF 纯培养技术的革新、AMF 基因功能的解析、非模式 AMF 类群的研究以及对 AMF 蛋白组的研究。

关键词: 丛枝菌根真菌, 球囊菌门, 基因组, 转录组, 共生

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是自然界分布最广泛、最重要的土壤微生物类群之一, 能与大约 80%的陆生植物以及大部分

的水生、半水生植物形成共生关系^[1-2]。从裸子植物门(*Gymnospermae*)的苏铁纲(*Cycadopsida*)、银杏纲(*Ginkgopsida*)等到被子植物门(*Angiospermae*)

基金项目: 国家自然科学基金(31772397, 31400365); 广州市珠江科技新星(201806010186); “扬帆计划”引进创新创业团队专项(2015YT02H032)

#并列第一作者。

*通信作者。E-mail: wangyutao@scnu.edu.cn

收稿日期: 2021-02-09; 修回日期: 2021-04-16; 网络出版日期: 2021-09-07

的单子叶植物纲(*Monocotyledoneae*)、双子叶植物纲(*Dicotyledoneae*), 都含有 AMF 的寄主植物^[3-4]。此外, AMF 的寄主还包括最早登上陆地的植物——苔纲(*Liverwort*)和角苔纲(*Hornwort*)^[5], 因此 AMF 被认为在植物从水生发展到陆生环境的适应性演化过程中发挥了至关重要的作用。AMF 与植物形成的菌根共生体中, AMF 利用其庞大的根外菌丝网络帮助寄主植物吸收土壤中的氮(N)、磷(P)等营养元素及水分, 并提高植物对干旱、贫瘠、重金属等环境胁迫的抗性^[6-9]; 作为回报, 寄主植物向 AMF 提供其生长发育所需的碳源^[10-13]。AMF 与植物形成的共生关系不仅深刻影响生态系统的多样性和生产力, 也是全球碳(C)、N、P 等元素循环的重要驱动因子^[14-15]。

AMF 研究的传统方法主要包括菌根形态学的观察^[16]、侵染率的检测^[17]以及菌根生长效应的检测^[18]等。随着测序技术的快速发展, 对 AMF 基因组、转录组信息的挖掘成为了研究 AMF 与植物共生机制的重要手段。基因组是生物体和细胞内所包含的整套基因, 涵盖个体遗传变异的全面集合^[19]。全基因组测序能够从整体上掌握生物体的全部遗传信息, 可为发现新的基因、研究基因间的互动、揭示生物体的代谢机制等工作提供更有力的途径^[20-23]。对 AMF 基因组的研究为深入了解其严格共生的原因、共生机制、系统发育地位及其系统分类提供了重要依据^[24]。转录组为某一生理条件下细胞内所有转录本的集合, 是连接基因组与蛋白组的桥梁^[25]。对特定条件下(如特定生长阶段、特定结构) AMF 所有转录本序列的测定和分析, 有利于揭示 AMF 实时参与某一生命过程(如代谢或信号传导)的机制^[26]。

基因组学、转录组学技术对揭示 AMF 与寄主

植物共生的机制非常重要, 但目前对于 AMF 基因组、转录组的认识仍然非常有限, 这主要有两方面原因: 一方面, AMF 长期以来被认为是一种高度依赖寄主植物碳源的共生菌, 无法在脱离寄主根系的情况下实现纯培养, 而在传统土壤培养条件下又很难获得足够纯净的 AMF 菌丝及孢子。利用单孢建立起来的 AMF 与转基因胡萝卜(*Daucus carota* L.)毛状根形成的双重无菌培养体系^[27]让获取无菌的 AMF 样本成为可能。目前已完成基因组测序的 AMF 种类大部分都是基于该体系获得^[24,28-31]。最近, Sugiura 等(2020)通过包埋式固定化细胞培养验证了 AMF 脱离寄主后能以 14-碳脂肪酸(肉豆蔻酸及其脂肪酸盐)作为碳源单独繁殖^[32], 而 Kameoka 等(2019)则通过纸盘扩散式培养验证了 16-碳脂肪酸(棕榈酸及其脂肪酸盐)也可作为 AMF 的单一碳源^[33], 这为实现 AMF 的纯培养提供了新的突破口。可以预见, AMF 纯培养技术的突破将为 AMF 基因组的研究提供极大的便利。另一方面, AMF 的细胞内具有多个细胞核, 且同一物种可拥有多种不同的核型, 例如异形根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)既有双核体的菌株(DAOM 197198、A4、A5)也有多核体的菌株(B3、C2、A1)^[34], 既可以产生同源核的菌丝也可以产生异源核的菌丝^[29]。此外, 细胞核在 AMF 菌丝间可以发生转移^[35], 且 AMF 双核体中的核型比还受到寄主植物类型的影响^[36]。因此 AMF 大部分基因往往具有多个拷贝, 这给早期基因组测序和组装工作带来了一定的困难^[37]。近年来, 随着高通量测序技术的发展, Tisserant 等(2013)通过 SMRT-Illumina 改进了序列的组装策略^[24], 利用异形根孢囊霉 DAOM 197198 的孢子完成了首次 AMF 全基因组测序。本文就近年来已完成测序的 AMF 基因

组、转录组的研究进展进行综述, 并对未来其发展方向进行了展望。

1 AMF 基因组特征

AMF 是一类古老的微生物类群, 基于化石鉴定与 DNA 系统发育学的分析认定 AMF 距今已有 450 万–500 万年的演化历史^[38–39]。关于 AMF 系统分类的地位目前在学术界仍存在较大争议。不少研究人员认为 AMF 是独立起源的类群, 应将其单独归为球囊菌门(*Glomeromycota*)^[40]。有研究者基于最新的基因组学数据探索了球囊菌门与毛霉菌门(*Mucoromycota*)的亲缘性, 将球囊菌门调整为球囊菌亚门(*Glomeromycotina*), 与被孢霉亚门(*Mortierellomycotina*)和毛霉菌亚门(*Mucoromycotina*)同划归到毛霉菌门^[41–42]。该分类将 3 个真菌亚门在一个门中合并, 与研究得最好的真菌演化枝——双核菌亚界(*Dikarya*)的分类存在不一致之处, 目前尚未被普遍认可(<http://www.amf-phylogeny.com>), 因此本文将沿用“球囊菌门”的分类方式。球囊菌门仅有球囊菌纲(*Glomeromycetes*), 包含多孢囊菌目(*Diversisporales*)、球囊菌目(*Glomerales*)、原囊菌目(*Archaeosporales*)和类球囊菌目(*Paraglomerales*) 4 个目, 共 11 科, 超过 25 属, 近 315 种^[41, 43–44]。

由于早期的研究者对原囊菌目和类球囊菌目的分类有一定争议, 且尚缺乏针对这两个目的活体培养技术^[45–46], 目前还没有来自于原囊菌目和类球囊菌目的全基因组信息。多孢囊菌目和球囊菌目的材料较易获得, 因此测序的工作多集中在这两个类群。从第一个完成全基因组测序的 AMF 种异形根孢囊霉 DAOM197198^[24]至今, 共报道了 2 目 8 种的全基因组信息(表 1)。它们是球囊菌目

球囊菌科(*Glomeraceae*)的异形根孢囊霉、脑状球囊霉(*Rhizophagus cerebriforme*)、透光根孢囊霉(*Rhizophagus diaphanus*)、明根孢囊霉(*Rhizophagus clarus*); 多孢囊菌目多孢囊菌科(*Diversisporaceae*)的地表多样孢囊霉(*Diversispora epigaea*)以及巨孢囊菌科(*Gigasporaceae*)的玫瑰红巨孢囊霉(*Gigaspora rosea*)和球状巨孢囊霉(*Gigaspora margarita*)。截至目前, 与 AMF 共生机制相关的研究普遍都是基于以上这些物种; 其中, AMF 的“模式种”异形根孢囊霉已完成了 9 个菌株的基因组测序(表 1)。基于以上 AMF 的基因组信息, 本文总结了 AMF 基因组呈现出的一些共同特征。

1.1 较大的基因组

基于已有的测序数据, AMF 基因组(基于单个细胞内所有的核)大小在 116–773 Mb 之间, 显著大于来自于毛霉菌门中的被孢霉亚门和毛霉菌亚门中的腐生真菌基因组(36–54 Mb)^[31](表 1), 也远高于子囊菌门(*Ascomycota*)、担子菌门(*Basidiomycota*)中的外生菌根(ectomycorrhiza, 基因组 50–110 Mb)、兰科菌根(orchid mycorrhiza, 基因组 48–60 Mb)和欧石南菌根(ericoid mycorrhiza, 基因组 55–65 Mb)的基因组^[47]。

AMF 较大的基因组可能与其含有大量重复基因(duplicated genes)有关。Chen 等(2018)和 Morin 等(2019)发现 AMF 基因组中的核心基因(定义为所有已测序 AMF 都共有的基因)、非必需基因(定义为至少在 2 个而非所有 AMF 菌株中存在的基因)和特异性基因(定义为只在单株 AMF 中出现的基因)都存在不同程度的复制^[30–31]。由于重复基因的广泛存在是新基因出现的重要基础^[48], AMF 基因组中广泛存在的重复基因可能是 AMF 适应多变环境而形成的一种演化机制^[49], 导致了其较大

表 1. 已测序 AMF 及来自 *Mucoromycota* 中的非 AMF 种类基因组信息
Table 1. Genome information for sequenced AMF and non-AMF species in *Mucoromycota*

Species	Genome/Mb	Genes	GC/%	RS/%	TEs	NCBI No. & Ref.
Glomerales						
<i>Rhizophagus irregularis</i>	125.9	26659	27.25	19.61	17115	PRJNA299202 [29–30]
	138.3	25760	27.19	20.48	19382	PRJNA299206 [29–30]
	131.5	26585	27.19	21.98	19345	PRJNA299208 [29–30]
	124.9	25164	27.22	19.86	16840	[29–30]
	123.0	26756	27.26	18.54	17334	PRJNA299212 [29–30]
	136.8	26183	27.53	21.72	14451	PRJNA208392 [24,30]
	146.5	29805	21.40	NA	17710	PRJNA477348 [51]
	131.0	NA	25.80	NA	NA	PRJNA565846
	149.8	43674	27.90	NA	NA	PRJDB4945
<i>Rhizophagus cerebriforme</i>	136.9	21158	26.55	31.66	883	PRJNA430010 [31,51]
	170.9	NA	NA	NA	NA	PRJNA477348
<i>Rhizophagus diaphanus</i>	125.9	23252	27.19	23.19	483	[31,51]
<i>Rhizophagus clarus</i>	116.4	27753	27.20	36.04	NA	PRJDB6444 [34]
<i>Rhizophagus</i> sp.	125.9	23014	23.80	NA	NA	PRJNA430014
Diversisporales						
<i>Diversispora epigaea</i>	156.6	28348	32.00	43.60	NA	PRJNA431769 [71]
<i>Gigaspora rosea</i>	598.0	31291	28.81	63.44	10422	PRJNA430513 [31,52]
<i>Gigaspora margarita</i>	773.1	26603	27.68	64.00	NA	PRJNA575165 [72]
Mortierellales						
<i>Mortierella elongata</i>	49.9	14969	48.05	4.63	167	PRJNA346817 [31,73]
<i>Mortierella alpina</i>	38.4	12796	51.72	NA	6277	ADAG00000000 [74]
Mucorales						
<i>Mucor circinelloides</i>	36.6	11719	35.78	9.74	2319	AMYB00000000 [75]
<i>Phycomyces blakesleeanus</i>	53.9	16528	26.55	24.77	857	AMYC00000000 [75]

AMF materials used for sequencing were mostly cultured in the monoxenic root organ cultures, except *Diversispora epigaea* (sporocarps collected from sand cultured pot) and *Gigaspora margarita* (germinating spores in spoiled water with 10^{-7} mmol/L strigolactone). Non-AMF species were saprophytic fungi from *Mucoromycota*; RS: repeated sequence; TE: transposable element; NA: not available.

的基因组。此外，AMF 较大的基因组可能还与 AMF 基因家族的大量扩展(expansion)有关^[24]。基因家族扩展是指 AMF 在演化过程中由于突变所导致的基因家族成员增多。例如，AMF 基因组中拥有 Sel 复制结构域的基因、在信号转导机制中发挥着重要作用的 TKL 家族基因以及编码甲基转移酶和蛋白激酶的基因等，被认为是典型的经过扩展而形成的多基因家族^[24]。值得注意的是，虽然 AMF 具有多个核，但多核的性状可能并不是其具

有大基因组的直接原因^[29,50]，同时 AMF 基因组的大小与其细胞核间的同源性并没有直接联系^[51]。

1.2 高丰度的转座子与较高的 AT 碱基含量

AMF 基因组具有较高的 AT 碱基含量(AT%)。例如，异形根孢囊霉 DAOM197198 基因组内 AT% 为 72%，玫瑰红巨孢囊霉的 AT% 为 71%^[24,31,52]。相比之下，姊妹门的其他腐生真菌(长枝被孢霉 *Mortierella elongata*、卷枝毛霉 *Mucor circinelloides*、布拉克须霉 *Phycomyces*

blakesleanus、小孢根霉 *Rhizopus microsporus*)的 AT% 介于 52%–65%^[31]。高 AT% 预示着 AMF 基因组的稳定性较低, 这种低稳定性在某种程度上可能也与转座子的高覆盖率有关。

AMF 的基因组具有高丰度的转座子。比如, 异形根孢囊 DAOM197198 基因组内转座子覆盖率 (coverage) 可达 36%, 玫瑰红巨孢囊霉的转座子覆盖率甚至达到 63%^[24,31,52]; 而姊妹门的其他腐生真菌(长枝被孢霉、卷枝毛霉、布拉克须霉和小孢根霉)转座子覆盖率普遍低于 36%, 甚至低于 10%^[31]。这表明高丰度的转座子是 AMF 基因组区别于毛霉菌门其他类别微生物类群的重要特征^[53]。不同的 AMF 菌株所拥有的转座子类别具有一定的差异性。通常情况下, 系统发育地位越相近的菌株所共有的转座子数目更多(如异形根孢囊的 A1、A5 和 B3 菌株)^[30]。但 Miyauch 等(2020)指出, 相比于演化地位, AMF 严格共生的生活方式对转座子类别的影响更为显著^[43]。转座子通过作用于基因组大小、介导基因演化和新基因的形成等影响 AMF 基因组演化^[54], 使得 AMF 能更好地适应外界环境的变化^[31]。

1.3 大量未知功能基因与特异性基因

大量未知功能基因的存在是 AMF 基因组的又一典型特征。目前, 一般微生物基因组中可被注释的基因通常占到全部基因的 90% 以上^[55]。而在已完成基因组测序的 AMF 种类中的基因注释率要远低于该比例。即使是 AMF“模式种”异形根孢囊霉的各菌株中未被注释基因的占比也达到 60% 以上^[30], 表明我们对 AMF 基因组的功能缺乏认知, 也凸显了 AMF 基因组相比于其他微生物基因组的“独特性”。区别于 AMF 姊妹门的腐生真菌, AMF 基因组中未知功能基因所编码的蛋白可能在

它们形成严格共生营养方式的演化中发挥关键作用^[31]。

AMF 的基因组内存在大量的高度特异性基因(分为物种层面和菌株层面); 某些物种的特异性基因占比高达 64%(如玫瑰红巨孢囊霉), 远高于其姊妹门的其他真菌^[31]。此外, AMF 大部分特异性基因的功能目前也还未知。例如, 异形根孢囊霉各菌株的菌株特异性基因中, 能进行功能预测的基因仅占 16%–26%^[30]。与保守基因相比, AMF 的特异性基因序列普遍更小更短、外显子更少、表达序列占比更低, 在演化上更年轻^[31]。功能分析发现, 这类特异性基因包括一些编码与信号激酶相关蛋白域的大型基因家族, 可能会在信号转导、蛋白与蛋白互作的过程中发挥作用^[31]。AMF 基因组中特化的基因可能增强了特定菌株对环境的适应性, 提高了其分布和寄主选择范围^[30]。

1.4 缺乏部分专性营养相关的功能基因

AMF 具有部分与姊妹门腐生菌同源的保守基因, 这类基因主要编码一些涉及初级代谢和信号转导途径的相关蛋白, 例如酪氨酸激酶(tyrosine kinase), 表明 AMF 在基础代谢方面保留了部分与腐生菌相同的方式^[24,30]。与此同时, AMF 基因组在漫长的演化中也丢失了一些与腐生、寄生等专性营养方式密切相关的基因。

1.4.1 缺乏降解植物细胞壁多糖的基因: 植物细胞壁降解酶基因的丢失是 AMF 基因组研究中一个重要的发现。作为一种能够侵染植物根系并在寄主根细胞内定殖的真菌, 这类基因的丢失似乎是不合理的。植物细胞壁一般含有纤维素、半纤维素等多糖。AMF 要实现对寄主的侵染似乎需要借助参与多糖降解的碳水化合物活化酶, 包括在多糖降解过程中发挥主要作用的多糖水解酶

(glycoside hydrolases, GH)^[52]。在所有的菌根真菌中, AMF 所拥有的植物细胞壁降解酶基因数量是最少的(平均只有 5 个)^[43]。在异形根孢囊霉的各个菌株中具有少数预测的多糖水解酶基因, 主要是溶菌酶和 α -甘露糖苷酶, 但它们并没有参与植物细胞壁多糖的降解, 而其他相关的木质素过氧化酶和纤维二糖水解酶等基因都有着明显的缺失^[30]。玫瑰红巨孢囊霉中只发现部分纤维素降解酶(GH5、GH9), 其他参与分解半纤维素和果胶等的降解酶都是缺失的^[52]。不仅如此, 某些 AMF 中即使发现与半纤维素、木质素降解有关的基因, 它们也都是高度沉默的。例如, 异形根孢囊霉基因组中分泌碳水化合物活化酶的基因中仅 17%检测到表达活性^[31]。

与 AMF 相比, 同属于内生菌根(endomycorrhiza)的兰科菌根(orchid mycorrhiza)和欧石南菌根(ericoid mycorrhiza)就拥有数量较多的植物细胞壁降解酶。以 Miyauchi 等(2020)的研究为例, 兰科菌根所含的相关基因平均数目约为 114, 杜鹃类菌根真菌所含相关基因的平均数目约为 49。而无法定殖到寄主植物细胞内的外生菌根所含有的植物细胞壁降解酶数量就很少, 涉及纤维素和木质素降解的基因平均数目仅有 11 个左右^[43]。可见, 菌根真菌所拥有植物细胞壁降解酶基因数目与其是否能在寄主根细胞内定殖、营共生生活的习性是相关的。

植物细胞壁降解酶的缺失可能是 AMF 对严格共生生活方式的一种适应性演化, 用以防止被寄主植物的病原物关联的分子模式(pathogen-associated molecular patterns, PAMP)和损伤相关分子模式(damage-associated molecular patterns, DAMP)等防御机制识别, 进而减少寄主免

疫系统相关效应因子的释放, 实现与寄主共生的目的^[24,52,56]。至于缺少植物细胞壁降解酶基因的 AMF 如何“侵入”寄主植物细胞, 目前尚缺乏确切的解释。最新研究表明, 寄主植物中存在的 *VAPYRIN* 基因能够在 AMF 入侵时降低根表皮细胞壁的局部木质素积累^[57], 暗示 AMF 的侵入与寄主植物“主动”调整其细胞壁结构和组分密切相关。

1.4.2 缺少脂肪酸合酶基因: 脂质是 AMF 的重要组成部分, Bago (2004)曾将 AMF 定义为“产油”真菌, 因为其干重的 25%均由脂质组成^[58]。真菌脂肪酸的从头合成是由大型胞质多结构域蛋白——脂肪酸合酶催化, 活体营养型真菌通常包含多种类型的脂肪酸合酶^[59]。有趣的是, 已测序的 AMF 基因组中均缺乏脂肪酸合酶的基因(包括 I 型、A 型、B1 型、B2 型脂肪酸合酶), 而只发现了与 II 型脂肪酸合酶部分结构域具有高度相似性的序列^[24,31,52,60]。

早期研究表明, AMF 的萌发孢子以及外生菌丝无法合成长链脂肪酸, 仅在与植物共生的结构(根内菌丝)中才有长链脂肪酸的存在^[61]。此后有研究通过同位素标记实验发现, AMF 能够利用甘油合成葡萄糖但无法合成脂肪酸^[11]。脂肪酸合酶基因的缺乏进一步证明了 AMF 自身脂肪酸从头合成的途径是不完整的, 属于脂肪酸营养缺陷型, 必须依靠寄主为其提供脂质, 因此脂质是 AMF 除糖类以外从寄主获得的另一重要碳源^[13]。在 AMF 与寄主植物形成共生关系的过程中, 越是到共生后期, AMF 内与脂肪酸代谢相关的基因表达量就越高, 尤其是长链脂肪酸降解相关酶类的编码基因^[62]。

1.5 具有与有性生殖相关的基因

长久以来, AMF 都被认为是一种进行无性生

殖的微生物。随着研究的不断深入,人们陆续发现 AMF 的基因组内存在着与其他真菌有性生殖基因同系的基因,包括减数分裂的特异性基因^[63-64],以及具有 MATA-HMG (mating-type-related high mobility group)结构域的多基因家族(其作用是决定异交物种的 2 个个体之间的性亲和性)^[65]。Halary 等(2011)指出,在异形根孢囊霉和透光根孢囊霉的基因组中发现的减数分裂核心基因占已知减数分裂核心基因数的 85%以上^[63]。这类基因的发现似乎揭示了 AMF 存在着某种隐藏的有性生殖方式,但从现有的证据来看,AMF 可能只是利用了这类有性生殖相关的基因来实现基因的重组以减少有害突变的积累、提高遗传的多样性,而不是进行完整的有性生殖。单核苷酸多态性的密度也提示细胞核间存在一些等位变异,意味着 AMF 的生命周期内的确可能存在有限的基因重组和相关序列的均质化,这类等位变异的出现可能与上述的有性生殖基因有关^[24]。

1.6 参与 C、P 养分循环的基因情况

作为一种与大部分维管植物有着密切共生关系的微生物,AMF 在驱动全球 C、N、P 等元素的大循环中发挥着重要的作用。AMF 基因组中与这些营养元素循环相关的基因及其作用也一直备受关注。

长久以来,AMF 一直被认为是一种严格依赖寄主植物获取 C 源的微生物。由于缺乏蔗糖酶等有机质分解酶的基因^[52,66],AMF 无法直接分解利用土壤中的有机质。实验研究也证明,除非外援提供单糖和脂肪酸,AMF 无法在完全脱离寄主的环境下繁殖^[67]。然而,少数研究发现,在森林土壤表层的树叶凋落物中存在 AMF 的定殖^[67],且 AMF 根外菌丝也具有吸收单糖的转运子

(monosaccharide transporters 2)^[68],似乎暗示着 AMF 兼具“腐生性”。不过,AMF 在植物凋落物中定殖更有可能性是为了从周边的其他寄主获取碳源^[67]。

AMF 促进寄主植物 P 获取能力是 AMF 最基本、最重要的功能。自然土壤中的 P 大多为结合态。尽管 AMF 的基因组内存在编码磷酸酶的基因,包括对硝基苯酚磷酸酶、酸性磷酸酶和碱性磷酸酶等^[66],但目前尚无 AMF 分泌磷酸酶的确切证据。研究证实,AMF 可通过活化土壤中的溶磷菌、上调溶磷菌中磷酸酶基因的表达量^[69]增加土壤中有效 P 的含量;还有研究发现,AMF 的侵染可以激发寄主植物植酸酶的活性^[70],促进土壤中有机磷的降解,提高植物对 P 的吸收。

总体而言,AMF 基因组学的研究已经深度拓展了我们对 AMF 的认识;尤其是为揭示 AMF 的演化历史、营养类型、生活方式等方面提供了丰富而重要的信息,也为 AMF 的其他方面研究提供了重要的指导。不过,由于 AMF 纯培养和测序技术等方面的限制,目前已知的 AMF 基因组信息仍然非常有限,亟需更多关于 AMF 基因组学的研究,尤其是针对来自原囊菌目和类球囊菌目的基因组学研究。

2 AMF 转录组特征

NCBI 数据库中目前已经囊括 AMF 全部 4 个目(多孢囊菌目、球囊菌目、原囊菌目和类球囊菌目)中的 1 个或多个种类的转录组信息。其中,多孢囊菌目和球囊菌目分别有 6 个和 5 个种的转录组信息,而原囊菌目和类球囊菌目则只有 1 个种有转录组信息(表 2)。这些转录组信息的获取大多基于胡萝卜毛状根共生培养体系。考虑到毛状根并不是结构完整的、能够进行光合作用的寄主植

表 2. 转录组测序的 AMF 物种及测序信息
Table 2. AMF species and sequencing information for transcriptome sequencing

Species	Method	Object	Transcripts	GC/%	Unannotated/%	NCBI No. & Ref.
<i>Archaeosporales</i>						
<i>Ambispora leptoticha</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	139347	43	56.7	PRJNA376430 [86]
<i>Diversisporales</i>						
<i>Acaulospora morrowiae</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	49516	43	48.6	PRJNA376430 [86]
<i>Diversispora versiformis</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	207252	47	48.1	PRJNA376430 [86]
<i>Gigaspora margarita</i> *	Transcriptome	Germinating spores and hyphae	86183	32	87.3	PRJNA267628 [87]
<i>Gigaspora rosea</i> *	Transcriptome	Hyphae and spores	86332	33	82.0	PRJNA281451 [52]
<i>Racocetra castanea</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	57737	33	71.0	PRJNA376430 [86]
<i>Scutellospora calospora</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	28680	33	41.7	PRJNA376430 [86]
<i>Glomerales</i>						
<i>Claroideoglossum claroideum</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	36227	30	64.7	PRJNA376430 [86]
<i>Funneliformis mosseae</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	56258	33	60.9	PRJNA376430 [86]
<i>Rhizophagus diaphanus</i> *	Transcriptome	Germinating hyphae	NA	36	NA	PRJNA209039
<i>Rhizophagus clarus</i> *	Transcriptome	Hyphae and spores	39663	37	NA	[34]
<i>Rhizophagus irregularis</i> *	Transcriptome	Germinating spores and hyphae	25906	34	58.2	PRJNA274445 [66]
<i>Paraglomerales</i>						
<i>Paraglomus brasilianum</i>	Single-cell transcriptome	Quiescent spores	101297	41	60.5	PRJNA376430 [86]

*: genome sequence available.

物, 从该体系获取的转录组数据可能无法准确呈现 AMF 与寄主植物共生的情况^[76]。少量研究通过比对接种与非接种寄主植物根的 RNA 序列来获得 AMF 转录本信息^[77], 但此种方法获得的 AMF 样本量十分有限。Kameoka 等采用 SMART seq2 方法构建 RNA-seq 文库, 并进行单细胞转录组测序; 该流程对克服 AMF 转录组测序时样本容量小的问题具有较好的参考价值^[78]。此外, 有许多物种的转录组信息是在完成基因组测序的基础上通过多组学联用等技术获得的(见表 2 中带“*”物种)。

与基因组情况类似, AMF 转录组中也包含了大量功能未被注释的部分(表 2)。例如, 玫瑰红巨孢囊霉中已被注释的转录本只占到 18%, 从一个侧面证明 AMF 基因组中很多功能未知的基因具有转录活性。基于 GO、KEGG 和 KOG 等数据库的聚类分析发现, 已知功能的 AMF 转录本中包含的基因类型主要为: 基础代谢相关基因^[52,66]、催化活性相关基因^[52]、养分转运基因^[8,78]、参与信号转导途径(蛋白激酶)和蛋白互作(含有四肽复制域和 WD-40 结构域等)的基因^[30,79]以及大量的分泌蛋白基因^[31,80]。AMF 转录组中大量养分交易、信

号转导相关基因的表达与它们共生的生活方式是相适应的,也暗示不同 AMF 种类的基础代谢途径可能基本一致。AMF 转录组的数据还显示,部分 AMF 有性生殖相关基因具有转录活性^[63-64],证明 AMF 拥有利用这类蛋白调控基因重组的潜力。

2.1 不同 AMF 类群的转录组特征

作为一种能够快速适应环境变化的菌根类型,AMF 具有高度的物种特异性;在转录层面上表现为种间和种内基因表达的差异,且这种差异在不同的分类水平上具有不同的呈现^[30,52]。

不同 AMF 种类的差异主要体现在转录组的大小上。以最常研究的球囊菌目和多胞囊菌目为例,多胞囊菌目内玫瑰红巨孢囊霉转录本的数目可以达到球囊菌目内异形根孢囊霉转录本数目的 3 倍以上(表 2)。这种差异可能与不同 AMF 种类基因组大小的差异有关,因为多胞囊菌目内物种基因组普遍大于球囊菌目的基因组(表 1)。Tang 等(2016)将玫瑰红巨孢囊霉比对到异形根孢囊霉转录组,发现有大量转录本无法被注释^[52],表明这两种 AMF 的转录本具有很高的特异性。

同种但不同菌株的 AMF 转录组之间可能也具有较大的差异。以已完成测序的 AMF 菌株最多的异形根孢囊霉为例,DAOM197198 菌株中含有更多涉及信号通路的 TKL 蛋白,而菌株 A1 能够表达数量更多的 ABC 转运蛋白、脂肪酸去饱和酶和氨基酸转移酶;C2 菌株能够表达更多的金属还原蛋白,A5 菌株则能够表达更多的离子结合蛋白和转录因子 IID (TEIID)的转录起始因子,以及 RNA 识别基元(motifs)和 BED 型锌指细胞调节因子。A4 菌株的泛素和组蛋白结构域表达不足,而 B3 菌株则缺乏热休克蛋白 Hsp70 和氨基糖苷磷酸转移酶^[30]。

2.2 AMF 在不同共生阶段的转录组特征

AMF 的共生过程可以分为 3 个阶段:(1) 非共生阶段,短时间内孢子自主萌发和菌丝独立发育的阶段;(2) 前共生阶段,孢子受到寄主植物根系分泌的信号诱导后生长的阶段;(3) 共生阶段,AMF 菌丝进入到植物根系细胞内,并分化出根内菌丝和根外菌丝^[53]。而针对共生阶段 AMF 的侵染情况,该时期可被划分为早期共生阶段和共生完善阶段^[81]。

目前对菌根形态的鉴别多依赖于显微观察,难以对处于不同共生阶段的 AMF 组织进行大规模筛选。因此,目前对不同共生阶段 AMF 进行转录组测序和分析的研究极少,仅见 Morin 等(2019)对 AMF 共生阶段和非共生阶段的转录组进行的比较研究^[31]。与非共生阶段相比,AMF 在共生时期有部分转录本表达上调,这被认为是与共生相关的转录本。共生相关的转录本占全部转录本的比例在不同 AMF 中存在较大差异,如异形根孢囊霉中共生相关的转录本占比为 3.3%,而玫瑰红巨孢囊霉中则为 8.3%^[31]。这类共生相关转录本一般与其他 AMF 或姊妹门的腐生菌具有同源性,主要编码基础代谢有关的蛋白以及小型分泌蛋白,以及一些功能未知的蛋白。此外,该转录本中还有部分高度特异性的基因,大多编码一些功能未知的蛋白^[31]。总体上,由于对 AMF 基因功能研究的欠缺,AMF 转录组的注释仍存在许多空白。在后续研究中,对 AMF 未知功能基因的探索将会是值得关注的重点。

2.3 不同 AMF 结构的转录组特征

AMF 的结构可大致分为根内和根外两部分。AMF 根外部分主要包括孢子(spores)、芽管(germ tubes)、匍匐菌丝(runner hyphae)以及分枝状吸收

结构(branched absorbing structures);其中孢子负责繁殖,芽管为孢子萌发初期形成的结构,匍匐菌丝主要负责养分运输,分枝状吸收结构主要负责土壤养分的吸收^[82]。AMF在寄主植物根内的结构有根内菌丝(intraradical mycelia)、泡囊(vesicle)和丛枝(arbuscular),分别负责养分的运输、储存以及与寄主植物进行养分交易^[39]。在与寄主植物互动时,AMF根内和根外的结构在基因表达上具有一定的差异。

Kameoka等(2019)采用以SMART seq2方法构建RNA-seq文库的方式,对模式种异形根孢囊霉DAOM 197198不同菌根结构的转录本特征进行了研究,包括异形根孢囊霉的5种根外结构(成熟孢子、未成熟孢子、芽管、匍匐菌丝、分枝状吸收结构)和2种根内结构(根内菌丝和丛枝)^[78]。结果表明,异形根孢囊霉转录组中有10%的基因具有在不同菌根结构内差异表达的特性,并且有许多基因只在一种结构上高度表达。GO分析进一步显示,芽管内富集了大量与G蛋白偶联受体信号通路相关的基因,表明在共生前期AMF与寄主间可能存在频繁的信息交流^[24];分枝状吸收结构内富集了大量与“跨膜转运”有关的基因,表明分枝状吸收结构可能具备吸收土壤养分的功能^[83];匍匐菌丝内富集了许多与蛋白磷酸化和硝酸同化有关的基因,表明N、P等营养在菌丝运输的过程中可能发生了形态的转化^[66];未成熟孢子内则富集了大量与DNA复制和细胞核分裂有关的基因,揭示了未成熟孢子内可能进行着活跃的有丝分裂活动;成熟孢子内富集的主要是与氧化还原过程和细胞氧化解毒有关的基因,可能涉及增强孢子的抗性。而在根内与寄主细胞密切接触的菌根结构(主要是丛枝)上,存在着许多与养分交换和转化有

关的基因(如单糖转运子、醋酸盐转运子和负责铵合成的脲酶等),这类基因在丛枝内的表达量普遍比根内菌丝中更高^[78],揭示丛枝是根内承担养分交易的主要结构。

AMF根内和根外菌根结构的基因表达也会受到寄主植物和土壤条件的影响。Bao等(2019)通过同位素示踪以及功能基因的表达特征分析研究了AMF与水稻的“养分交易”,发现淹水显著降低了AMF根内和根外结构的生物量;AMF向水稻的P供应量随着淹水强度的增加明显减少,且在水稻有较强养分需求的生理时期AMF供应的P要远高于其他发育时期^[84]。Calabrese等(2019)发现,当土壤有效P含量较高时,根外菌丝过表达基因的数量达到了根内菌丝的46倍,而在低P条件下这种差距则会大大缩减^[85]。这表明,当土壤中有有效P含量较高时,真菌在吸收无机P方面投入的能量很少,但在与植物交换养分方面却非常活跃;相反,当土壤处于缺P状态时,根外菌丝需要投入大量的能量来吸收土壤中的P,而与植物交换养分的活动则会随之减少。简而言之,AMF可以通过感知寄主植物需求以及外部环境调控其自身基因的表达,进而改变能量和物质在不同菌根结构中的分配。

2.4 AMF应对不同寄主的转录组特征

通常认为,AMF对寄主植物的选择不具有明显的专一性。一种AMF能够同时侵染同种或不同种的寄主植物^[31],如异形根孢囊霉可以同时侵染毛果杨(*Populus trichocarpa*)和高粱(*Sorghum bicolor*)根系^[85]。当同种AMF与不同的寄主植物进行共生时,AMF的转录本可能会存在差异。

当AMF同时与2种及以上的寄主植物共生时,AMF转录本的差异首先体现在与养分交换及

运输相关的基因上。Calabrese 等(2019)研究了高 P 和低 P 条件下异形根孢囊霉 BEG75 接种对毛果杨和高粱转录组的影响^[85]。结果发现, 高 P 条件下毛果杨接种 AMF 诱导的差异基因表达数量是高粱的 10 倍; 同时, 毛果杨中上调的基因大多与泡囊代谢、脂肪酸代谢以及 N、P、糖和水的运输有关, 而高粱中上调的基因大多与泡囊运输、脂质结合、硝酸盐还原和一般的养分运输有关, 表明 AMF 对不同寄主养分分配的调节可能存在着差异。因此, AMF 在与不同的寄主植物共生时会有一部分负责参与物质运输的基因进行固定表达, 同时也会根据不同寄主植物的养分需求来调节基因的表达, 进而调控养分的吸收及其分配。

AMF 与不同寄主植物共生也涉及不同的信号交流过程, 其中分泌蛋白被普遍认为是最有可能充当信号物质的对象。Zeng 等(2018)发现, 异形根孢囊霉在共生时期根内菌丝和丛枝中表达量更高的部分分泌蛋白含有核定位信号; 他们通过荧光标记在寄主细胞中定位了该信号, 证明了 AMF 的分泌蛋白能够与寄主细胞互作^[80]。Zeng 等(2018)利用双室系统种植不同寄主植物, 包括蒺藜苜蓿 (*Medicago truncatula*)、香葱 (*Allium schoenoprasum*)、烟草 (*Nicotiana benthamiana*), 探究了异形根孢囊霉接种时转录本的响应差异^[80]。结果发现, 异形根孢囊霉大约有 86% 的分泌蛋白在供试植物中表达量是一致的, 表明 AMF 的分泌蛋白在与不同寄主共生时具有较高的保守性^[80]; 剩余分泌蛋白(约占 14%)的表达则受到寄主植物种类的影响, 可能是通过响应寄主植物信号分子进而调控其共生效率以及形成对寄主的偏好性。

对于丛枝菌根这种广泛而重要的共生关系,

以往的研究基本局限在寄主植物方面, 而对于 AMF 方面的生理、分子层面的理解极为有限。尽管目前对于 AMF 转录组学的研究仍然偏少, 但是已有的研究已经在较大程度上提高了对 AMF 不同共生结构、共生阶段以及与不同寄主相互作用等方面的理解。可以预见, 伴随着测序技术的进步和 AMF 基因组学的发展, AMF 转录组学的研究将在接下来的几年内迎来跨越式的发展。

3 总结与展望

AMF 基因组和转录组的研究极大地加深了对 AMF 这类古老而重要微生物类群的理解。AMF 基因组测序揭示了其基因组数量大、可变性高的特点; 而缺乏植物细胞壁多糖降解酶以及脂肪酸合酶的相关基因验证了 AMF 严格共生生活方式的基因特点; 此外, 在 AMF 基因组中发现的有性生殖相关基因结构域为 AMF 的遗传方式提供了新的认识。AMF 转录组研究初步揭示了不同的 AMF 结构、共生阶段以及应对不同类型寄主植物时 AMF 的转录本的差异, 这种差异与不同条件下 AMF 的代谢特征是相适应的。以上在基因组和转录组层面开展的研究为深入理解 AMF 的生活特征、与寄主植物的互作方式以及对环境的适应性提供了重要参考。

近年来, 基因组学和转录组学研究在高通量测序、多组学联用等技术推动下发展迅速。课题组成员前期结合宏基因组、宏转录组等研究手段深入解析了酸性矿山废水中细菌^[22,88]、古菌^[21]群落的基因组和转录组特征。AMF 的基础和应用研究在国际上受到广泛关注, 但是目前对 AMF 基因

组、转录组等方面的认识还存在较大的不足, 后续研究有以下几个方面值得特别关注。

首先, AMF 纯培养技术的革新。作为一种专性共生的真菌, AMF 目前仍无法实现真正意义上的纯培养, 严重阻碍了 AMF 基因组和转录组的研究。最新研究通过脂肪酸的添加在一定程度上实现了纯培养, 如何利用脂肪酸提高 AMF 的产孢率以及实现完全的纯培养将是值得重点关注的方向^[32,78]。

其次, AMF 基因组中大量未知功能基因的解析。我们对 AMF 与寄主植物共生机制缺乏认识的一个重要原因在于大量 AMF 基因无法通过已有的基因组信息进行很好的注释, 因此亟需结合实验手段和生物信息学技术对这些未知基因的功能进行挖掘和解析。基于分离培养和比较基因组学对不同种类的 AMF 进行研究为解决这一问题提供了思路^[23]。

再次, 对非模式 AMF 类群的基因组和转录组的研究。目前已有的 AMF 测序工作主要集中在 AMF 的模式种异形根孢囊霉以及少数几个代表性 AMF 种类。后续应开展对目前所知甚少且演化上更为古老的原囊菌目和类球囊菌目中的 AMF 开展研究, 以更全面地了解 AMF 类群的整体特征以及在不同分类水平上的基因组和转录组特征。

最后, AMF 蛋白组层面的研究。目前关于 AMF 基因翻译水平的信息极为缺乏, 已有的 AMF 蛋白质层面的信息都是通过对 AMF 基因组、转录组信息进行预测获得, 而直接对 AMF 蛋白质的检测、分离和功能鉴定的研究几乎未见报道。鸟枪法蛋白质组学的发展或许能够为 AMF 蛋白组的研究提供新的方法^[89]。对于以上几个方向的研究将进一步加深对 AMF 的认识, 并推动 AMF 在农林牧与环境领域的大规模应用。

致谢

感谢两位匿名审稿人为本文提出的建设性意见!

参考文献

- [1] Brundrett MC, Tedersoo L. Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1108–1115.
- [2] Wang YT, Li YW, Li SS, Rosendahl S. Ignored diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in co-occurring mycotrophic and non-mycotrophic plants. *Mycorrhiza*, 2021, 31(1): 93–102.
- [3] Tedersoo L, Bahram M, Zobel M. How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 2020, 367(6480): eaba1223.
- [4] Wang B, Qiu YL. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 2006, 16(5): 299–363.
- [5] Wickett NJ, Mirarab S, Nguyen N, Warnow T, Carpenter E, Matasci N, Ayyampalayam S, Barker MS, Burleigh JG, Gitzendanner MA, Ruhfel BR, Wafula E, Der JP, Graham SW, Mathews S, Melkonian M, Soltis DE, Soltis PS, Miles NW, Rothfels CJ, Pokorny L, Shaw AJ, DeGironimo L, Stevenson DW, Surek B, Villarreal JC, Roure B, Philippe H, de Pamphilis CW, Chen T, Deyholos MK, Baucom RS, Kutchan TM, Augustin MM, Wang J, Zhang Y, Tian ZJ, Yan ZX, Wu XL, Sun X, Wong GKS, Leebens-Mack J. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111(45): E4859–E4868.
- [6] Compant S, van der Heijden MGA, Sessitsch A. Climate change effects on beneficial plant-microorganism interactions. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 73(2): 197–214.
- [7] Li T, Hu YJ, Hao ZP, Li H, Wang YS, Chen BD. First cloning and characterization of two functional aquaporin genes from an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 2013, 197(2): 617–630.
- [8] Garcia K, Doody J, Zimmermann SD, Wipf D, Courty PE. Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(11): 937–950.

- [9] Hu RY, Beguiristain T, Junet A, Leyval C. No significant transfer of the rare earth element samarium from spiked soil to alfalfa by *Funneliformis mosseae*. *Mycorrhiza*, 2020, 30(6): 761–771.
- [10] Bravo A, Brands M, Wewer V, Dörmann P, Harrison MJ. Arbuscular mycorrhiza-specific enzymes FatM and RAM2 fine-tune lipid biosynthesis to promote development of arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1631–1645.
- [11] Jiang YN, Wang WX, Xie QJ, Liu N, Liu LX, Wang DP, Zhang XW, Yang C, Chen XY, Tang DZ, Wang ET. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. *Science*, 2017, 356(6343): 1172–1175.
- [12] Luginbuehl LH, Menard GN, Kurup S, Van Erp H, Radhakrishnan GV, Breakspear A, Oldroyd GED, Eastmond PJ. Fatty acids in arbuscular mycorrhizal fungi are synthesized by the host plant. *Science*, 2017, 356(6343): 1175–1178.
- [13] Keymer A, Gutjahr C. Cross-kingdom lipid transfer in arbuscular mycorrhiza symbiosis and beyond. *Current Opinion in Plant Biology*, 2018, 44: 137–144.
- [14] Leake J, Johnson D, Donnelly D, Muckle G, Boddy L, Read D. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82(8): 1016–1045.
- [15] van der Heijden MGA, Martin FM, Selosse MA, Sanders IR. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1406–1423.
- [16] Kobae Y, Ohtomo R. An improved method for bright-field imaging of arbuscular mycorrhizal fungi in plant roots. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2016, 62(1): 27–30.
- [17] Liu F, Xu YJ, Han GM, Wang W, Li XY, Cheng BJ. Identification and functional characterization of a maize phosphate transporter induced by mycorrhiza formation. *Plant and Cell Physiology*, 2018, 59(8): 1683–1694.
- [18] Pel R, Dupin S, Schat H, Eilers J, Kiers ET, van Straalen NM. Growth benefits provided by different arbuscular mycorrhizal fungi to *Plantago lanceolata* depend on the form of available phosphorus. *European Journal of Soil Biology*, 2018, 88: 89–96.
- [19] Pauline CN, Ewen FK. Whole genome sequencing. *Genetic Variation*, 2010, 628(1): 215–226.
- [20] Land M, Hauser L, Jun SR, Nookaew I, Leuze MR, Ahn TH, Karpinets T, Lund O, Kora G, Wassenaar T, Poudel S, Ussery DW. Insights from 20 years of bacterial genome sequencing. *Functional & Integrative Genomics*, 2015, 15(2): 141–161.
- [21] Chen LX, Méndez-García C, Dombrowski N, Servín-Garcidueñas LE, Eloë-Fadrosch EA, Fang BZ, Luo ZH, Tan S, Zhi XY, Hua ZS, Martínez-Romero E, Woyke T, Huang LN, Sánchez J, Peláez AI, Ferrer M, Baker BJ, Shu WS. Metabolic versatility of small Archaea Micrarchaeota and Parvarchaeota. *The ISME Journal*, 2018, 12(3): 756–775.
- [22] Tan S, Liu J, Fang Y, Hedlund BP, Lian ZH, Huang LY, Li JT, Huang LN, Li WJ, Jiang HC, Dong HL, Shu WS. Insights into ecological role of a new deltaproteobacterial order Candidatus Acidulodesulfobacterales by metagenomics and metatranscriptomics. *The ISME Journal*, 2019, 13(8): 2044–2057.
- [23] Chen MY, Teng WK, Zhao L, Hu CX, Zhou YK, Han BP, Song LR, Shu WS. Comparative genomics reveals insights into cyanobacterial evolution and habitat adaptation. *The ISME Journal*, 2021, 15(1): 211–227.
- [24] Tisserant E, Malbreil M, Kuo A, Kohler A, Symeonidi A, Balestrini R, Charron P, Duensing N, Frei Dit Frey N, Gianinazzi-Pearson V, Gilbert LB, Handa Y, Herr JR, Hijri M, Koul R, Kawaguchi M, Krajinski F, Lammers PJ, Masclaux FG, Murat C, Morin E, Ndikumana S, Pagni M, Petitpierre D, Requena N, Rosikiewicz P, Riley R, Saito K, San Clemente H, Shapiro H, Van Tuinen D, Bécard G, Bonfante P, Paszkowski U, Shachar-Hill YY, Tuskan GA, Young JP, Sanders IR, Henrissat B, Rensing SA, Grigoriev IV, Corradi N, Roux C, Martin F. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 2013, 111(50): 20117–20122.
- [25] Jiang ZH, Zhou X, Li R, Michal JJ, Zhang SW, Dodson MV, Zhang ZW, Harland RM. Whole transcriptome analysis with sequencing: methods, challenges and potential solutions. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2015, 72(18): 3425–3439.
- [26] 唐年武. 基于 RNA-seq 的丛枝菌根真菌 *Gigaspora rosea* 基因构成及其共生发育相关基因的分析. 华中农业大学博士学位论文, 2016.

- [27] Becquer A, Garcia K, Amenc L, Rivard C, Doré J, Trives-Segura C, Szponarski W, Russet S, Baeza Y, Lassalle-Kaiser B, Gay G, Zimmermann SD, Plassard C. The *Hebeloma cylindrosporum* HcPT2 Pi transporter plays a key role in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1185–1199.
- [28] Kohler A, Kuo A, Nagy LG, Morin E, Barry KW, Buscot F, Canbäck B, Choi C, Cichocki N, Clum A, Colpaert J, Copeland A, Costa MD, Doré J, Floudas D, Gay G, Girlanda M, Henrissat B, Herrmann S, Hess J, Högberg N, Johansson T, Khouja HR, LaButti K, Lahrman U, Levasseur A, Lindquist EA, Lipzen A, Marmeisse R, Martino E, Murat C, Ngan CY, Nehls U, Plett JM, Pringle A, Ohm RA, Perotto S, Peter M, Riley R, Rineau F, Ruytinx J, Salamov A, Shah F, Sun H, Tarkka M, Tritt A, Veneault-Fourrey C, Zuccaro A, Tunlid A, Grigoriev IV, Hibbett DS, Martin F. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics*, 2015, 47(4): 410–415.
- [29] Ropars J, Toro KS, Noel J, Pelin A, Charron P, Farinelli L, Marton T, Krüger M, Fuchs J, Brachmann A, Corradi N. Evidence for the sexual origin of heterokaryosis in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature Microbiology*, 2016, 1: 16033.
- [30] Chen ECH, Morin E, Beaudet D, Noel J, Yildirim G, Ndikumana S, Charron P, St-Onge C, Giorgi J, Krüger M, Marton T, Ropars J, Grigoriev IV, Hainaut M, Henrissat B, Roux C, Martin F, Corradi N. High intraspecific genome diversity in the model arbuscular mycorrhizal symbiont *Rhizophagus irregularis*. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 1161–1171.
- [31] Morin E, Miyauchi S, San Clemente H, Chen ECH, Pelin A, De La Providencia I, Ndikumana S, Beaudet D, Hainaut M, Drula E, Kuo A, Tang N, Roy S, Viala J, Henrissat B, Grigoriev IV, Corradi N, Roux C, Martin FM. Comparative genomics of *Rhizophagus irregularis*, *R. cerebriforme*, *R. diaphanus* and *Gigaspora rosea* highlights specific genetic features in *Glomeromycotina*. *New Phytologist*, 2019, 222(3): 1584–1598.
- [32] Sugiura Y, Akiyama R, Tanaka S, Yano K, Kameoka H, Marui S, Saito M, Kawaguchi M, Akiyama K, Saito K. Myristate can be used as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(41): 25779–25788.
- [33] Kameoka H, Tsutsui I, Saito K, Kikuchi Y, Handa Y, Ezawa T, Hayashi H, Kawaguchi M, Akiyama K. Stimulation of asymbiotic sporulation in arbuscular mycorrhizal fungi by fatty acids. *Nature Microbiology*, 2019, 4(10): 1654–1660.
- [34] Kobayashi Y, Maeda T, Yamaguchi K, Kameoka H, Tanaka S, Ezawa T, Shigenobu S, Kawaguchi M. The genome of *Rhizophagus clarus* HR1 reveals a common genetic basis for auxotrophy among arbuscular mycorrhizal fungi. *BMC Genomics*, 2018, 19(1): 1–11.
- [35] Lanfranco L, Young JPW. Genetic and genomic glimpses of the elusive arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, 15(4): 454–461.
- [36] Kokkoris V, Chagnon PL, Yildirim G, Clarke K, Goh D, MacLean AM, Dettman J, Stefani F, Corradi N. Host identity influences nuclear dynamics in arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Biology*, 2021, 31(7): 1531–1538.e6.
- [37] Martin F, Gianinazzi-Pearson V, Hijri M, Lammers P, Requena N, Sanders IR, Shachar-Hill Y, Shapiro H, Tuskan GA, Young JPW. The long hard road to a completed *Glomus intraradices* genome. *New Phytologist*, 2008, 180(4): 747–750.
- [38] Barman J, Samanta A, Saha B, Datta S. Mycorrhiza. *Resonance*, 2016, 21(12): 1093–1104.
- [39] Parniske M. *Arbuscular mycorrhiza*: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 2008, 6(10): 763–775.
- [40] Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, Stürmer SL, Morton JB, Walker C. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*). *Mycorrhiza*, 2013, 23(7): 515–531.
- [41] Spatafora JW, Chang Y, Benny GL, Lazarus K, Smith ME, Berbee ML, Bonito G, Corradi N, Grigoriev I, Gryganskyi A, James TY, O'Donnell K, Roberson RW, Taylor TN, Uehling J, Vilgalys R, White MM, Stajich JE. A Phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 2016, 108(5): 1028–1046.
- [42] Bonfante P, Venice F. *Mucoromycota*: going to the roots of plant-interacting fungi. *Fungal Biology Reviews*, 2020, 34(2): 100–113.
- [43] Bruns TD, Corradi N, Redecker D, Taylor JW, Öpik M. *Glomeromycotina*: what is a species and why should we care?

- New Phytologist*, 2018, 220(4): 963–967.
- [44] Sanders IR. Sex, plasticity, and biologically significant variation in one *Glomeromycotina* species. *New Phytologist*, 2018, 220(4): 968–970.
- [45] Gosling P, Proctor M, Jones J, Bending GD. Distribution and diversity of *Paraglomus* spp. in tilled agricultural soils. *Mycorrhiza*, 2014, 24(1): 1–11.
- [46] Bills RJ, Morton JB. A combination of morphology and 28S rRNA gene sequences provide grouping and ranking criteria to merge eight into three *Ambispora* species (*Ambisporaceae*, *Glomeromycota*). *Mycorrhiza*, 2015, 25(6): 485–498.
- [47] Miyauchi S, Kiss E, Kuo A, Drula E, Kohler A, Sánchez-García M, Morin E, Andreopoulos B, Barry KW, Bonito G, Buée M, Carver A, Chen C, Cichocki N, Clum A, Culley D, Crous PW, Fauchery L, Girlanda M, Hayes RD, Kéri Z, LaButti K, Lipzen A, Lombard V, Magnuson J, Maillard F, Murat C, Nolan M, Ohm RA, Pangilinan J, de Freitas Pereira M, Perotto S, Peter M, Pfister S, Riley R, Sitrit Y, Benjamin Stielow J, Szöllösi G, Žifčáková L, Štursová M, Spatafora JW, Tedersoo L, Vaario LM, Yamada A, Yan M, Wang PF, Xu JP, Bruns T, Baldrian P, Vilgalys R, Dunand C, Henrissat B, Grigoriev IV, Hibbett D, Nagy LG, Martin FM. Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. *Nature Communications*, 2020, 11: 5125.
- [48] Holland PWH, Marlétaz F, Maeso I, Dunwell TL, Paps J. New genes from old: asymmetric divergence of gene duplicates and the evolution of development. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2017, 372(1713): 20150480.
- [49] Angelard C, Tanner CJ, Fontanillas P, Niculita-Hirzel H, Masclaux F, Sanders IR. Rapid genotypic change and plasticity in arbuscular mycorrhizal fungi is caused by a host shift and enhanced by segregation. *The ISME Journal*, 2014, 8(2): 284–294.
- [50] Sędziewska KA, Fuchs J, Temsch EM, Baronian K, Watzke R, Kunze G. Estimation of the *Glomus intraradices* nuclear DNA content. *New Phytologist*, 2011, 192(4): 794–797.
- [51] Chen EC, Mathieu S, Hoffrichter A, Sedziewska-Toro K, Peart M, Pelin A, Ndikumana S, Ropars J, Dreissig S, Fuchs J, Brachmann A, Corradi N. Single nucleus sequencing reveals evidence of inter-nucleus recombination in arbuscular mycorrhizal fungi. *Elife*, 2018, 7(1): e39813–e39830.
- [52] Tang NW, San Clemente H, Roy S, Bécard G, Zhao B, Roux C. A survey of the gene repertoire of *Gigaspora rosea* unravels conserved features among glomeromycota for obligate biotrophy. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 233.
- [53] Malbreil M, Tisserant E, Martin F, Roux C. Genomics of arbuscular mycorrhizal fungi. *Advances in Botanical Research*. Amsterdam: Elsevier, 2014: 259–290.
- [54] Feschotte C, Jiang N, Wessler SR. Plant transposable elements: where genetics meets genomics. *Nature Reviews Genetics*, 2002, 3(5): 329–341.
- [55] Murphy TR, Xiao R, Hamilton-Brehm SD. Hybrid genome de novo assembly with methylome analysis of the anaerobic thermophilic subsurface bacterium *Thermanaerosceptum fractalcalcis* strain DRI-13^T. *BMC Genomics*, 2021, 22(1): 1–16.
- [56] Malinovsky FG, Fangel JU, Willats WGT. The role of the cell wall in plant immunity. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 178.
- [57] Chen M, Bruisson S, Bapaume L, Darbon G, Glauser G, Schorderet M, Reinhardt D. VAPYRIN attenuates defence by repressing PR gene induction and localized lignin accumulation during arbuscular mycorrhizal symbiosis of *Petunia hybrida*. *New Phytologist*, 2021, 229(6): 3481–3496.
- [58] Bago B, Pfeffer PE, Abubaker J, Jun J, Allen JW, Brouillette J, Douds DD, Lammers PJ, Shachar-Hill Y. Carbon export from arbuscular mycorrhizal roots involves the translocation of carbohydrate as well as lipid. *Plant Physiology*, 2003, 131(3): 1496–1507.
- [59] Teichmann B, Linne U, Hewald S, Marahiel MA, Bölker M. A biosynthetic gene cluster for a secreted cellobiose lipid with antifungal activity from *Ustilago maydis*. *Molecular Microbiology*, 2007, 66(2): 525–533.
- [60] Wewer V, Brands M, Dörmann P. Fatty acid synthesis and lipid metabolism in the obligate biotrophic fungus *Rhizophagus irregularis* during mycorrhization of *Lotus japonicus*. *The Plant Journal*, 2014, 79(3): 398–412.
- [61] Trépanier M, Bécard G, Moutoglis P, Willemot C, Gagné S, Avis TJ, Rioux JA. Dependence of arbuscular-mycorrhizal fungi on their plant host for palmitic acid synthesis. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(9): 5341–5347.

- [62] Vangelisti A, Turrini A, Sbrana C, Avio L, Giordani T, Natali L, Giovannetti M, Cavallini A. Gene expression in *Rhizoglyphus irregularis* at two different time points of mycorrhiza establishment in *Helianthus annuus* roots, as revealed by RNA-seq analysis. *Mycorrhiza*, 2020, 30(2/3): 373–387.
- [63] Halary S, Malik SB, Lildhar L, Slamovits CH, Hijri M, Corradi N. Conserved meiotic machinery in *Glomus* spp., a putatively ancient asexual fungal lineage. *Genome Biology and Evolution*, 2011, 3: 950–958.
- [64] Riley R, Corradi N. Searching for clues of sexual reproduction in the genomes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 2013, 6(1): 44–49.
- [65] Riley R, Charron P, Idnurm A, Farinelli L, Dalpé Y, Martin F, Corradi N. Extreme diversification of the mating type-high-mobility group (*MATA*-HMG) gene family in a plant-associated arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytologist*, 2014, 201(1): 254–268.
- [66] Tisserant E, Kohler A, Dozolme-Seddas P, Balestrini R, Benabdellah K, Colard A, Croll D, Da Silva C, Gomez SK, Koul R, Ferrol N, Fiorilli V, Formey D, Franken P, Helber N, Hijri M, Lanfranco L, Lindquist E, Liu Y, Malbreil M, Morin E, Poulain J, Shapiro H, van Tuinen D, Waschke A, Azcón-Aguilar C, Bécard G, Bonfante P, Harrison MJ, Küster H, Lammers P, Paszkowski U, Requena N, Rensing SA, Roux C, Sanders IR, Shachar-Hill Y, Tuskan G, Young JPW, Gianinazzi-Pearson V, Martin F. The transcriptome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* (DAOM 197198) reveals functional tradeoffs in an obligate symbiont. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 755–769.
- [67] Bunn RA, Simpson DT, Bullington LS, Lekberg Y, Janos DP. Revisiting the ‘direct mineral cycling’ hypothesis: arbuscular mycorrhizal fungi colonize leaf litter, but why? *The ISME Journal*, 2019, 13(8): 1891–1898.
- [68] Helber N, Wippel K, Sauer N, Schaarschmidt S, Hause B, Requena N. A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus* sp. is crucial for the symbiotic relationship with plants. *The Plant Cell*, 2011, 23(10): 3812–3823.
- [69] Zhang L, Feng G, Declerck S. Signal beyond nutrient, fructose, exuded by an arbuscular mycorrhizal fungus triggers phytate mineralization by a phosphate solubilizing bacterium. *The ISME Journal*, 2018, 12(10): 2339–2351.
- [70] Wang XX, Hoffland E, Feng G, Kuyper TW. Phosphate uptake from phytate due to hyphae-mediated phytase activity by arbuscular mycorrhizal maize. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 684.
- [71] Sun XP, Chen WB, Ivanov S, MacLean AM, Wight H, Ramaraj T, Mudge J, Harrison MJ, Fei ZJ. Genome and evolution of the arbuscular mycorrhizal fungus *Diversispora epigaea* (formerly *Glomus versiforme*) and its bacterial endosymbionts. *New Phytologist*, 2019, 221(3): 1556–1573.
- [72] Venice F, Ghignone S, Salvioli di Fossalunga A, Amselem J, Novero M, Xie XN, Sędziewska Toro K, Morin E, Lipzen A, Grigoriev IV, Henrissat B, Martin FM, Bonfante P. At the Nexus of three kingdoms: the genome of the mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* provides insights into plant, endobacterial and fungal interactions. *Environmental Microbiology*, 2020, 22(1): 122–141.
- [73] Uehling J, Gryganskyi A, Hameed K, Tschaplinski T, Misztal PK, Wu S, Desirò A, Vande Pol N, Du Z, Zienkiewicz A, Zienkiewicz K, Morin E, Tisserant E, Splivallo R, Hainaut M, Henrissat B, Ohm R, Kuo A, Yan J, Lipzen A, Nolan M, LaButti K, Barry K, Goldstein AH, Labbé J, Schadt C, Tuskan G, Grigoriev I, Martin F, Vilgalys R, Bonito G. Comparative genomics of *Mortierella elongata* and its bacterial endosymbiont *Mycosporium cysteinexigens*. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(8): 2964–2983.
- [74] Wang L, Chen W, Feng Y, Ren Y, Gu ZN, Chen HQ, Wang HC, Thomas MJ, Zhang BX, Berquin IM, Li Y, Wu JS, Zhang HX, Song YD, Liu X, Norris JS, Wang S, Du P, Shen JG, Wang N, Yang YL, Wang W, Feng L, Ratledge C, Zhang H, Chen YQ. Genome characterization of the oleaginous fungus *Mortierella alpina*. *PLoS ONE*, 2011, 6(12): e28319.
- [75] Corrochano LM, Kuo A, Marcet-Houben M, Polaino S, Salamov A, Villalobos-Escobedo JM, Grimwood J, Álvarez MI, Avalos J, Bauer D, Benito EP, Benoit I, Burger G, Camino LP, Cánovas D, Cerdá-Olmedo E, Cheng JF, Domínguez A, Eliáš M, Eslava AP, Glaser F, Gutiérrez G, Heitman J, Henrissat B, Iturriaga EA, Lang BF, Lavín JL, Lee SC, Li WJ, Lindquist E, López-García S, Luque EM, Marcos AT, Martin J, McCluskey K, Medina HR, Miralles-Durán A, Miyazaki A, Muñoz-Torres E, Oguiza JA, Ohm RA, Olmedo M, Orejas M, Ortiz-Castellanos L, Pisabarro AG, Rodríguez-Romero J, Ruiz-Herrera J, Ruiz-Vázquez R, Sanz C, Schackwitz W, Shahriari M,

- Shelest E, Silva-Franco F, Soanes D, Syed K, Tagua VG, Talbot NJ, Thon MR, Tice H, de Vries RP, Wiebenga A, Yadav JS, Braun EL, Baker SE, Garre V, Schmutz J, Horwitz BA, Torres-Martínez S, Idnurm A, Herrera-Estrella A, Gabaldón T, Grigoriev IV. Expansion of signal transduction pathways in fungi by extensive genome duplication. *Current Biology*, 2016, 26(12): 1577–1584.
- [76] Tsuzuki S, Handa Y, Takeda N, Kawaguchi M. Strigolactone-induced putative secreted protein 1 is required for the establishment of symbiosis by the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*®, 2016, 29(4): 277–286.
- [77] Ruzicka D, Chamala S, Barrios-Masias FH, Martin F, Smith S, Jackson LE, Barbazuk WB, Schachtman DP. Inside arbuscular mycorrhizal roots - molecular probes to understand the symbiosis. *The Plant Genome*, 2013, 6(2): DOI: plantgenome2012.06.0007.
- [78] Kameoka H, Maeda T, Okuma N, Kawaguchi M. Structure-specific regulation of nutrient transport and metabolism in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Cell Physiology*, 2019, 60(10): 2272–2281.
- [79] Garcia K, Delaux PM, Cope KR, Ané JM. Molecular signals required for the establishment and maintenance of ectomycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 2015, 208(1): 79–87.
- [80] Zeng T, Holmer R, Hontelez J, te Lintel-Hekkert B, Marufu L, de Zeeuw T, Wu FY, Schijlen E, Bisseling T, Limpens E. Host-and stage-dependent secretome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *The Plant Journal*, 2018, 94(3): 411–425.
- [81] Schweiger R, Baier MC, Müller C. Arbuscular mycorrhiza-induced shifts in foliar metabolism and photosynthesis mirror the developmental stage of the symbiosis and are only partly driven by improved phosphate uptake. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2014, 27(12): 1403–1412.
- [82] Bago B, Azcón-Aguilar C, Piché Y. Architecture and developmental dynamics of the external mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown under monoxenic conditions. *Mycologia*, 1998, 90(1): 52–62.
- [83] Tian CJ, Kasiborski B, Koul R, Lammers PJ, Bücking H, Shachar-Hill Y. Regulation of the nitrogen transfer pathway in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: gene characterization and the coordination of expression with nitrogen flux. *Plant Physiology*, 2010, 153(3): 1175–1187.
- [84] Bao XZ, Wang YT, Olsson PA. Arbuscular mycorrhiza under water—Carbon-phosphorus exchange between rice and arbuscular mycorrhizal fungi under different flooding regimes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 129: 169–177.
- [85] Calabrese S, Cusant L, Sarazin A, Niehl A, Erban A, Brulé D, Recorbet G, Wipf D, Roux C, Kopka J, Boller T, Courty PE. Imbalanced regulation of fungal nutrient transports according to phosphate availability in a symbiocosm formed by poplar, *Sorghum*, and *Rhizophagus irregularis*. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1617.
- [86] Beaudet D, Chen ECH, Mathieu S, Yildirim G, Ndikumana S, Dalpé Y, Séguin S, Farinelli L, Stajich JE, Corradi N. Ultra-low input transcriptomics reveal the spore functional content and phylogenetic affiliations of poorly studied arbuscular mycorrhizal fungi. *DNA Research*, 2018, 25(2): 217–227.
- [87] Salvioli A, Ghignone S, Novero M, Navazio L, Venice F, Bagnaresi P, Bonfante P. Symbiosis with an endobacterium increases the fitness of a mycorrhizal fungus, raising its bioenergetic potential. *The ISME Journal*, 2016, 10(1): 130–144.
- [88] Kuang JL, Huang LN, He ZL, Chen LX, Hua ZS, Jia P, Li SJ, Liu J, Li JT, Zhou JZ, Shu WS. Predicting taxonomic and functional structure of microbial communities in acid mine drainage. *The ISME Journal*, 2016, 10(6): 1527–1539.
- [89] Recorbet G, Courty PE, Wipf D. Recovery of extra-radical fungal peptides amenable for shotgun protein profiling in arbuscular mycorrhizae. *Methods in Molecular Biology: Clifton, N J*, 2020, 2146: 223–238.

Genomic and transcriptomic studies of several species of arbuscular mycorrhizal fungi

Tian Xiong^{1#}, Jieliang Liang^{1#}, Jintian Li¹, Wensheng Shu¹, Yutao Wang^{1,2*}

¹ Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Development and Biotechnology, School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, Guangdong Province, China

² Lianzhou Dongli Seeding and Breeding Industry Co., Ltd., Lianzhou 513400, Guangdong Province, China

Abstract: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are widely distributed in nature and can form mycorrhizal symbiosis with the roots of most vascular plants. They play important ecological roles in the regulation of plant community, and are deeply involved in the global carbon, nitrogen, and phosphorus cycling. They are also the most promising microbial groups in the fields of agriculture, forestry and environment. However, so far the information of their genomic and transcriptomic characters was limited, partially due to the technique limitations in their cultivation. In the past decade, researches on AMF genome and transcriptome have achieved a rapid development under the impetus of high-throughput sequencing. These studies have greatly improved our understanding of AMF in heredity, development, metabolic physiology and symbiosis mechanisms. Here we reviewed the research progresses in the available genomic and transcriptomic information of AMF based on published literature. We found that genomes of available AMF species commonly have large sizes, high transposon abundances, high GC contents, rich in functionally-unknown and species-specific genes, and are lack of some symbiosis-related genes. We also summarized the transcriptomic characteristics of AMF in different symbiotic structures, at different symbiosis stages and with different host plants. The results showed that the transcriptomic sizes generally varied among different AMF species. Also, in different symbiotic structures or at different symbiotic stages, diverse transcriptomic characteristics were found, especially for the expression profiles of genes related to nutrient exchange and signal transduction. In contrast, the transcripts of the same AMF in symbiosis with different host plants were relatively conserved. Finally, we proposed the research directions that need to be focused on in this field, including the innovation of AMF asymbiotic culture technology, the analysis of AMF gene functions, the study of non-model AMF groups and the study of AMF proteome.

Keywords: arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), *Glomeromycota*, genomics, transcriptomics, symbiosis

(本文责编: 李磊)

Supported by the National Natural Science Foundation of China (31772397, 31400365), by the Pearl River S&T Nova Program of Guangzhou (201806010186) and by the Yangfan Innovative and Entrepreneurial Research Team Project (2015YT02H032)

[#]These authors contributed equally to this work.

*Corresponding author. E-mail: wangyutao@scnu.edu.cn

Received: 9 February 2021; Revised: 16 April 2021; Published online: 7 September 2021